

БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ, ИНТРОДУКЦИИ И СИСТЕМАТИКИ

УДК 574.4:581.19
© 1999

Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира

Г. И. ВЫСОЧИНА

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золото долинская, 101*

АННОТАЦИЯ

Утверждается, что теоретическим основанием системного подхода к изучению биохимического разнообразия растительного мира является хемотаксономия (хемотаксономия, биохимическая систематика), изучающая взаимосвязь химического состава растений с систематическим положением.

Существующее в природе биоразнообразие растительных форм исследуют различными методами, из которых традиционными являются анатомо-морфологический, популяционно-генетический и эколого-географический. Биохимические подходы к познанию растительного многообразия связаны с изучением полезных растений и возникли на базе сравнительной биохимии, решающей практические задачи, очерченные в настоящее время ботаническим ресурсоведением.

Упорядочение сведений о биоразнообразии растительных форм входит в задачу классического таксономиста, который на основе выбранных им признаков строит иерархическую классификацию, представляющую собой последовательные уровни морфологического подобия. Удачный подбор признаков может привести к выделению "естественных" таксонов, отражаю-

щих филогенетическое расхождение. Рабочая система классификации, к сожалению, не всегда удовлетворяет этому желанию. Д. Харборн и Н. Симмондс [1] выделяют четыре требования, предъявляемые к полезному таксономическому признаку: "...изменчивость и одновременно стабильность выражения, достаточно высокая частота противоположных состояний, низкая степень корреляции и легкость определения". Следует сказать, что химические признаки не менее разнообразны и сложны, чем морфологические, и в оптимальном варианте могут быть найдены такие, которые удовлетворят всем указанным требованиям. М. Г. Пименов и Л. Ф. Борисова [2], опираясь на определение таксономического признака, данное Э. Майром [3], считают, что химический таксономический признак – это "особенность таксона, относящаяся к наличию, содержанию, структуре

или биогенезу соединений, по которой он отличается от других таксонов".

При использовании химических признаков возникают типичные таксономические проблемы. "Вездесущий параллелизм, который спутывает все наши попытки сделать естественную систему классификации покрытосеменных, простирается как на химические, так и на морфологические признаки. Это не означает, что химические признаки должны быть отброшены, а означает только то, что к ним надо относиться с той же подозрительностью, что и к морфологическим"[4]. Нет *argiōi* никакого преимущества химических признаков перед морфологическими. "Химические признаки подобны другим признакам: они работают, когда работают, и не работают, когда не работают..."[4].

Химические признаки подразделяют на макромолекулярные (нуклеиновые кислоты и белки) и микромолекулярные (вещества вторичного синтеза). "Химические соединения, которые были наиболее полезны с таксономической точки зрения к настоящему времени, это вторичные метаболиты, возможно, просто из-за того, что они так многочисленны" [4]. Отмечено так много случаев корреляции между такого рода химическими и классическими морфологическими признаками, что это не может быть случайным [2].

Представляющие наибольший интерес в смысле приложения к таксономии фенольные соединения настолько разнообразны по химической структуре, путям биосинтеза, типам биологической активности, что в сочетании с многообразием растительного мира они представляют чрезвычайно сложную картину взаимосвязи "химическое вещество – растительный объект", требующую системного подхода.

Теоретическим основанием для такого подхода является хемосистематика (хемотаксономия, биохимическая систематика), изучающая взаимосвязь химического состава с систематическим положением растений и, таким образом, учитывающая обе стороны существующего в природе многообразия. Классическое определение хемосистематики дал Н. Erdtman [5] как "сравнительное химическое исследование близких (или предположительно близких) видов и интерпретация полученных данных в систематическом плане".

Методика хемотаксономических исследований предусматривает как можно более полный охват растительных форм и состояний. Основными единицами такого изучения являются вид, рассматриваемый как полиморфная система, и индивидуум. "...Более правильно изучать не виды (как таковые), а их конкретные популяции и даже отдельные особи, имея в виду явления полиморфизма" [6].

Если для крупных таксонов существенные различия обнаруживаются при изучении белков и нуклеиновых кислот, то в пределах рода и в пределах вида эти химические признаки "не работают". На этих таксономических уровнях имеют преимущество вторичные метаболиты – флавоноиды, алкалоиды, тритерпеноиды, кумарины и др. Только в практической работе может быть выявлена таксоноспецифичность веществ на том или ином уровне. "Многое зависит от степени дифференциации таксона, специфичности определенных веществ на данном таксономическом уровне и от конкретного химического состава растений" [7].

Современная хемосистематика может датироваться с 1962 г., когда на 1-й Международной конференции по хемотаксономии впервые именно флавоноиды были отнесены к потенциально важным таксономическим маркерам, и с тех пор эти растительные пигменты занимают преимущественное положение в работах хемотаксономического плана [8].

Универсальное распространение флавоноидов в сосудистых растениях дает возможность использовать их в качестве критерия родственных отношений на достаточно высоких уровнях классификации, однако практически удобными эти соединения оказались на уровне семейства, рода и вида, при этом достаточно часто возможно филогенетическое толкование результатов.

Обнаруживаемые различия в составе флавоноидов являются результатом действия разных ферментов и проявления различных генотипов видов [9]. При исследовании генных мутаций установлено, что биосинтез флавоноидов находится под контролем серии генов, каждый из которых может влиять на промежуточные и конечные продукты реакции и таким образом определять различия между таксонами [10].

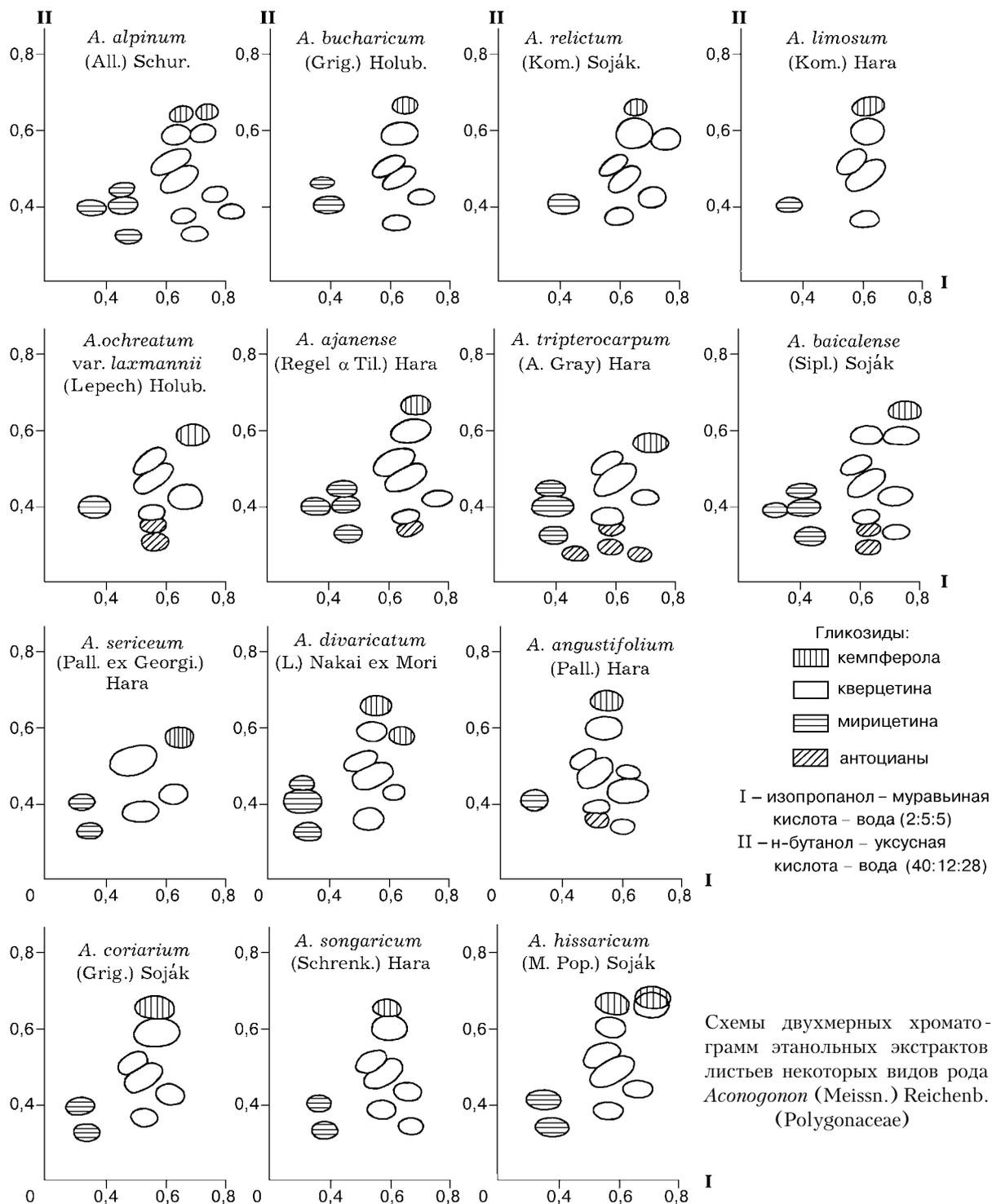
Существующее в природе разнообразие флавоноидов достигается за счет асимметричес-

ких атомов в пирановом гетероцикле и различной картины гидроксилирования, метилирования, О- и С-гликозилирования ароматических ядер, ацилирования [11]. Именно разнообразие структур флавоноидов, дифференцированная локализация, сложная система ферментных превращений обуславливают полифункциональность флавоноидов и их особую значимость в системе жизнеобеспечения растений. Теория "отбросов", бывшая ранее популярной, в настоящее время кажется маловероятной вследствие широкого разнообразия гликозидных форм фенольных соединений, содержащих богатый спектр сахарных частей гликозидов и вариантов их присоединения к агликонам. Вероятно, столь же разнообразны и функции фенольного гликозилирования, в числе которых детоксикация фитотоксичных агликонов, придание растворимости в клеточном соке, защита от энзиматического окисления, резерв редких сахаров [12]. Об этом же свидетельствуют, хотя и косвенно, обнаруженная нами стабильность агликонового состава флавоноидов и вариабельность его гликозидов, находящаяся в зависимости от многих факторов: объема вида, его ареала, внутривидового полиморфизма, экологической дифференциации [13].

Любые исследования систематического плана, независимо от характера используемых признаков, связаны с изучением форм изменчивости на различных уровнях. Хемосистематика имеет дело с химическим проявлением изменчивости, поэтому в каждом случае после собственно химического исследования составляются ряды изменчивости по тому или иному химическому признаку. Составление рядов внутривидовой и внутривидовой изменчивости связано с определением "биохимического профиля вида", что означает, по W. Ellison et al. [14], характерный для вида набор химических соединений. Примером внутривидовой изменчивости по признаку "качественный состав флавоноловых гликозидов" может быть ряд, составленный для рода *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. после сравнительного двухмерного хроматографического исследования входящих в него видов (см. рисунок). Обнаружена четкая видовая специфика флавоноловых гликозидов, тогда как агликоновый состав одинаков для всего рода (кемпферол, кверцетин, мирицетин) и может считаться его признаком.

Внутривидовая хемосистематика изучает биохимическое разнообразие на внутривидовом уровне; она имеет дело с такими формами изменчивости, как географическая (межпопуляционная) и индивидуальная (внутрипопуляционная). В таких исследованиях особую трудность представляют "фенотипически пластичные виды", в генотипе которых заложена большая пластичность, проявляющаяся при колебании условий произрастания и способствующая их выживанию. В природе фенотипическая пластичность проявляется в разнообразии анатомических, морфологических, физиологических признаков вида, фенологии, интенсивности фотосинтеза, процессов формирования и динамики фитомассы, биохимическом составе [15]. Фенотипическая пластичность является важным способом адаптации к временной и пространственной изменчивости условий среды [16]. Фенольные соединения как вещества вторичного метаболизма характеризуются значительной фенотипической изменчивостью, поэтому необходимо учитывать влияние условий произрастания и изучать растения из разных точек ареала [17].

Виды, представленные на рисунке, имеют различную экологическую приуроченность, значительно отличаются по степени полиморфности, величине и форме ареалов, поэтому характеризуются своеобразным для каждого из них уровнем изменчивости анатомо-морфологических и биохимических признаков. Так, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur. в пределах своего обширного ареала имеет очень высокий уровень изменчивости, его "биохимический профиль" по признаку "качественный состав флавоноловых гликозидов" составлен с учетом этого фактора. Эндемичные виды *A. relictum* (Kom.) Sojak, *A. limosum* (Kom.) Naga, *A. sericeum* (Pall. ex Georgi) Naga менее полиморфны, их изменчивость значительно меньшая. Для каждого конкретного вида ставится и решается отдельная задача. "Задача поймать и изобразить вид в движении трудна потому, что в громадном большинстве случаев вид движется во времени и пространстве бесконечно медленнее, чем движемся мы сами, мыслящие и изучающие особи" [18]. Поэтому, говоря о "биохимическом профиле вида", необходимо иметь в виду относительность его постоянства. Хими-



ческие признаки растений достаточно изменчивы, при этом "химическая изменчивость не всегда совпадает с морфологической" [7]. При полном морфологическом сходстве обнаруживаются существенные различия химического состава. В таких случаях говорят о "хеморасах" или "хемоформах". Так, при анализе внутриви-

дового полиморфизма *Knorringia sibirica* (Laxm.) Tzvel. нами выявлены химические формы – "антрахинонсодержащая" и "безантрахиноновая", не связанные с морфологическими признаками. При таком подходе вопросы изучения внутривидового разнообразия получают новый аспект.

ЛИТЕРАТУРА

Сложная динамика жизни индивидуума также предусматривает необходимость химического исследования различных его состояний. Status quo любой популяции представляет собой биоразнообразие возрастных состояний. Многочисленные исследования по динамике содержания и качественного состава вторичных метаболитов в течение жизненного цикла различных растений предпринимались в основном в ресурсоэкономических целях. Однако эти работы представляют большой интерес в плане хемотаксономических проблем. Они являются азбукой любого хемотаксономического исследования, так как без четкого представления о характере накопления веществ в течение жизненного цикла не может быть проведено сравнение химических признаков систематических единиц различных уровней. "Чем чаще и дольше наблюдается растение в его динамике и изменчивости, тем полнее и глубже вскрываются его сущность, его видовое разнообразие" [19].

Хемосистематике принадлежит большое будущее. Она уже и сейчас стала важным звеном науки о биоразнообразии и эволюции сосудистых растений. Дальнейшие успехи современной хемосистематики связаны с прогрессом в области химических и физических методов исследования природных соединений. «Усовершенствование этих техник может быть полезным для включения "биохимического профиля" в дополнительное стандартное описание данного экземпляра, популяции или вида» [20].

1. Д. Б. Харборн, Н. У. Симмондс, Биохимия фенольных соединений, М., Мир, 1968, 70–108.
2. М. Г. Пименов, Л. Ф. Борисова, *Итоги науки и техники. Сер. Ботаника*, М., 1987, **6**: 1, 3–95.
3. Э. Майр, Принципы зоологической систематики, М., Мир, 1971.
4. A. Cronquist, *Chemosystematics: Principles and Practice*, L., NY, Acad. Press, 1980, 1–27.
5. Н. Erdtman, *Chemical Plant Taxonomy*, L., NY, 1963.
6. А. А. Федоров, *Растит. ресурсы*, 1966, **2**: 2, 165–181.
7. А. А. Федоров, М. Г. Пименов, Там же, 1967, **3**: 1, 3–16.
8. J. V. Harborne, *Biochem. Syst. Ecol.*, 1977, **5**, 7–22.
9. T. Swain, *Flavonoids as Chemotaxonomic Markers in Plants, Pigments in Plants*, Berlin, 1981, 224–236.
10. D. E. Giannasi, *Bot. Rev.*, 1978, **44**: 4, 399–429.
11. М. Н. Запрометов, Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях, М., Наука, 1993.
12. S. M. Hopkinson, *Biochem. J.*, 1967, **105**, 655–664.
13. Г. И. Высочина, Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода, Автореф. дис.... канд. биол. наук, Томск, 1969.
14. W. L. Ellison, R. E. Alstone, B. L. Turner, *Amer. J. Bot.*, 1962, **49**: 6, 1.
15. S. E. Sultan, *Evol. Biol.*, 1987, **21**, 127–178.
16. C. D. Schlichting, D. A. Levin, *Biol. J. Linn. Soc.*, 1986, **29**: 1, 37–47.
17. J. V. Harborne, *New Experimental Approaches to Plant Chemosystematics*, Chemosystematics Association Special, L., NY, Acad. Press, 1979, **16**, 39–70.
18. В. Л. Комаров, Учение о виде у растений, М.–Л., Изд. АН СССР, 1944.
19. Ф. Н. Русанов, Тез. докл.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1967, 50–51.
20. R. E. Alston, B. L. Turner, *Nature*, 1959, **184**, 285.

Biochemical Approaches to Study of the Biodiversity of Plant Life

G. I. VYSOCHINA

It has been established that chemotaxonomy (chemosystematics, biochemical systematics) concerned with the interrelation between the chemical composition and the systematic status of plants is the theoretical basis for a systemic approach to the study of the biochemical diversity of plant life.